第 37 卷第 22 期
2017 年 11 月
生 态 学 报
ACTA ECOLOGICA SINICA
Vol.37,No.22
Nov.,2017

DOI:10.5846/stxb201609221912
王龙乐,张鑫,邹定辉,陈斌斌.干出脱水对羊栖菜叶状体与生殖托荧光特性的影响及其在沉水状态下的恢复.生态学报,2017,37(22):7710-7717.
Wang L L, Zhang X, Zou D H, Chen B B.Effects of desiccation on chlorophyll fluorescence characteristics in the fronds and receptacles of emersed *Hizikia fusiformis* and their recovery upon re-submersion.Acta Ecologica Sinica,2017,37(22):7710-7717.

干出脱水对羊栖菜叶状体与生殖托荧光特性的影响及其在沉水状态下的恢复

王龙乐[1],张　鑫[2],邹定辉[1,3,*],陈斌斌[1]
1 华南理工大学环境与能源学院,广州　510006
2 华南理工大学科学技术处,广州　510006
3 广东省大气环境与污染控制重点实验室,广州　510006

摘要:在有性繁殖时期,潮间带海藻羊栖菜(*Hizikia fusiformis*)的叶状体与生殖托遭受低潮干出脱水的影响。为阐明羊栖菜在有性繁殖时期不同部位对干出脱水的耐受能力,研究了羊栖菜的叶状体和雌、雄生殖托在干出脱水过程中以及随后的沉水恢复状态下叶绿素荧光动力学参数变化。实验结果表明,羊栖菜叶状体及其生殖托的 PS II 有效光化学量子产量[Y(II)]分别在 0—73%和 0—60%的脱水率范围内未发生显著变化,而继续脱水则会显著降低藻体的Y(II),表明羊栖菜叶状体和生殖托的Y(II)下降的脱水界限值分别为 73%和 60%,对脱水耐受能力较强。在连续干出脱水过程中,叶状体和生殖托的最大相对电子传递速率($rETR_{max}$)和光强耐受能力(I_k)都显著下降,且在严重脱水状态(失水率为 75%)下,羊栖菜叶状体和雌、雄生殖托的Y(II)分别比干出初始时降低了 12%、31%和 37%,且复水后其雌、雄生殖托的Y(II)无法恢复,甚至持续降低。同时叶状体和生殖托的 $rETR_{max}$、I_k和光能利用效率(α)都显著下降,说明严重脱水使藻体不同部位的 PS II 反应中心受到了不可逆的损伤。在持续大幅度脱水过程(失水率高于 60%)中及随后的沉水恢复过程中,比较藻体各部位的Y(II)值发现,叶状体 > 雌生殖托 > 雄生殖托,表明严重脱水对雄生殖托的影响最大,对叶状体的影响最小。在有性生殖阶段,为了羊栖菜能有性繁殖成功,应避免藻体,尤其是生殖托经受到严重的干出脱水胁迫。

关键词:羊栖菜;干出;脱水;叶绿素荧光;叶状体;生殖托;有性繁殖

Effects of desiccation on chlorophyll fluorescence characteristics in the fronds and receptacles of emersed *Hizikia fusiformis* and their recovery upon re-submersion

WANG Longle[1], ZHANG Xin[2], ZOU Dinghui[1,3,*], CHEN Binbin[1]
1 *School of Environment and Energy, South China University of Technology, Guangzhou* 510006, *China*
2 *The Science and Technology Davision, South China University of Technology, Guangzhou* 510006, *China*
3 *Guangdong Provincial Key Laboratory of Atmospheric Environment and Pollution Control, Guangzhou* 510006, *China*

Abstract: The fronds and reproductive tissues (female and male receptacles) of intertidal-grown *Hizikia fusiformis* exposed to air and faced desiccation when the tide is low during sexual reproduction period. In this study, we determined photosystem II (PS II) effective quantum yield [Y(Ⅱ)] and the parameters of rapid light curves of desiccation tissues: fronds, and female and male receptacles, at different desiccated states. We also measured Y(II) of desiccation tissues upon rewetting after 50% and 75% water loss. Our objective was to reveal whether there are differences of desiccation tolerance or not among fronds and reproductive tissues of *H. fusiformis* when exposed to air during sexual reproduction period. The results

基金项目:广东省科技计划项目(2016A020222001);中国博士后科学基金面上资助(2016M592483)
收稿日期:2016-09-22;　　**网络出版日期**:2017-07-12
*通讯作者 Corresponding author.E-mail: dhzou@ scut.edu.cn

showed that Y(II) exhibited no significant changes within the range of 0—73% water loss from fronds, and within the range of 0—60% water loss from female and male receptacles. However, the values of Y(II) were sharply reduced with the water loss more than 73% in fronds, and more than 60% in receptacles. Severe dehydration of 75% water loss reduced Y(II) values by 12%, 31%, and 37% in fronds, and female and male receptacles, respectively. The values of Y(II) of submersed tissues (fronds and receptacles) followed by 50% always remained high levels. However, the values of Y(II) of both severe-desiccated female and male receptacles could not recover, and continued to decrease even after re-submersion, suggesting that the PS II reaction center in receptacles of *H. fusiformis* underwent irreversible damage when water loss reached up to 75%. Our results showed that PS II reaction center in fronds of *H. fusiformis* exhibited greater desiccation tolerance of than that in receptacles. The maximum relative electron transport rates ($rETR_{max}$), light use efficiency (α), and the tolerance of high irradiance (I_k) for emersed fronds and receptacles of *H. fusiformis* exhibited no significantly differences at the initial desiccation state. Both $rETR_{max}$ and I_k decreased significantly with increased water loss. Particularly, $rETR_{max}$ were reduced by 33%, 67%, and 78% in fronds, and female and male receptacles, respectively, after 75% of water loss. Furthermore, α were hardly affected by 50% of water loss, but it were reduced by 16%, 42%, and 59% of their initial value when fronds, and female and male receptacles lost 75% water, respectively. The values of Y(II), $rETR_{max}$, I_k, and α of the fronds were higher than those of the receptacles, and the parameters of the female receptacles were always higher than those of the male receptacles after 60% water loss of desiccation tissues under emersed state, and the results showed the same trends when followed by submersed state. Those indicated that male receptacles were the most susceptible, while the fronds were relative less susceptible by severe dehydration. It was concluded that severe desiccation is an important factor affecting the reproduction success of *H. fusiformis* during the sexual reproduction period, and the factors alleviating desiccation such as sea spray and shingle-overlapping would benefit the emersed fronds and receptacles of *H. fusiformis*.

Key Words: *Hizikia fusiformis*; emersion; desiccation; chlorophyll fluorescence; fronds; receptacles; sexual reproduction

占全球海洋系统的7%—8%面积的近海生态系统贡献全球海洋初级生产力的15%—30%[1]。其中重要初级生产者是人工大规模养殖的藻类[2],经FAO统计,中国的藻类产业对全球的贡献率达72%,每年可从海水中移出约78万t的碳,因此藻类养殖是对增加近岸海域碳汇、改善生态环境方面的重要措施[3-5]。大型海藻广泛分布于潮间带及潮间带以下的渐深带,由于其特殊的栖息环境,随着潮起潮落,藻体经历着两种连续变化的环境条件:水和空气。在高潮沉水状态中,大型海藻利用海水中CO_2和HCO_3^-作为光合碳源[6-7],而在低潮导致的干出状态下,大型海藻仅能利用空气中CO_2作为唯一的光合碳源,同时还经历脱水、高光照强度、高温和渗透胁迫等破坏性的环境条件[8],其中水分是最重要的因子[9]。研究表明,由于光合资源(水分、无机碳浓度、光照强度和温度等)可利用性的差异[10-11],潮间带海藻在淹没状态和干出过程中的光合能力的差异与藻种、环境条件等多种因素有关[12-15]。潮间带海藻海藻的光合作用对干出脱水胁迫有一定的耐受能力,但是在干出严重脱水条件下,大型海藻的光合活性基本都会受到不同程度的抑制作用[13, 16-19]。大多数情况下,因干燥而被显著抑制的光合作用在复水后能很快(2 h内)完全或部分恢复到干出初始值,而且,海藻在海水重新浸没后的光合作用恢复程度是判定海藻属于对干旱胁迫的耐受种和敏感种的主要指标[20-22]。目前干出导致大型海藻光合活性下降的机制的研究并不多[19, 23-24],尤其是干出脱水过程中海藻光合作用光系统II(PS II)的响应。叶绿素荧光动力学技术是一种被广泛应用的、而又不损伤光合作用(特别是PS II)的研究工具,在研究PS II原初反应和能量分配上尤其独特的作用[19, 25],与"表观性"的气体交换指标相比,叶绿素荧光参数更具有反映"内在性"的特点。现已被广泛应用于海藻的抗逆境以及品种选育等生理生态研究领域。

羊栖菜(*Hizikia fusiformis*)是一种重要的大型经济褐藻,具有较高的营养和药用价值[26]。在我国浙江和福建等地已有一定规模的养殖生产。自然生长的羊栖菜主要分布于低潮带,以岩石作为固着基质。因此,在

低潮时,特别是在大潮低潮时,羊栖菜与其他潮间带海藻一样,常暴露在空气中(即处于干出状态),且其叶状体和生殖托均经历了干出脱水和复水的过程,这两种组织对干出脱水的响应机制是否一致并没有得到详尽的研究和报道。生殖托作为有性生殖的器官,具有产生精子或卵子的窝空,这些较为复杂的结构占据了生殖托一定的空间,其中,雌生殖托的生殖部分大于雄生殖托的生殖部分,因此,生殖托的含水量低于叶状体的,且雌生殖托的含水量小于雄生殖托的[27-28]。这种生理结构上的差异可能导致两个部位对干出脱水响应的差异。本文以羊栖菜(*Hizikia fusiformis*)的叶状体和雌、雄生殖托作为实验材料,探讨其在干出过程中和沉水状态下的叶绿素荧光动力学曲线和参数变化,研究其在干出失水过程中光合作用 PS II 的反应,以进一步认识其生物学规律,阐释影响羊栖菜有性繁殖的环境因素。

1 材料与方法

1.1 材料

从汕头南澳岛云澳湾低潮时采集处于有性繁殖时期的成体羊栖菜(*Hizikia fusiformis*)藻体,放入盛有少量海水塑料袋中,用保温箱(保持温度为 4 ℃)在最短时间内运回实验室。藻体在实验室内室温(22—25 ℃)和光强约 100 μmol m^{-2} s^{-1}(光周期 L∶D 为 12 h∶12 h)的条件下用过滤的自然海水进行暂养,每天 24 h 通空气。以暂养期间的第 2 天至第 5 天内的羊栖菜作为实验材料。实验前分别收集羊栖菜的叶状体(羊栖菜"叶片")、雌生殖托、雄生殖托,在海水中放置 2 h(通空气)后,进行干出失水与恢复的实验研究。

1.2 藻体的干出处理与失水率的测定

实验时将羊栖菜各部分藻体(叶状体、雌生殖托、雄生殖托)从海水中取出,置于实验台上,藻体从而处于干出状态下,轻轻地用吸水纸吸去藻体表面的可见水珠。把各部分藻体平铺于培养皿中 (每 1 cm^2 面积放置 1.0 g 初始湿重的藻量),于室温 25 ℃左右、相对湿度约 70%的实验室里自然失水,每隔 1 h 测定培养皿中藻体的重量,每个处理设置 5 个重复。

藻体水分损失率(Water loss, *WL*) 的确定,按公式 $WL\% = (W_o - W_t) / (W_o - W_d) \times 100$ 计算。其中 W_o 为初始湿量(g),W_t 为经过一段时间干燥后的重量(g),W_d 为干重(即在实验后于 80 ℃烘箱中放置 24 h 的烘干重)。在藻体脱水过程中进行叶绿素荧光参数的测定,每个处理设置 5 个重复。

1.3 藻体的恢复实验

当羊栖菜各部分藻体(叶状体、雌生殖托、雄生殖托)干出至脱水率约为 50%和 75%,藻体重新置于实验室内海水中,进行藻体叶绿素荧光参数的恢复实验。恢复条件为室温(22—25 ℃)和光强约 100 μmol m^{-2} s^{-1},培养海水为过滤的自然海水(通气)。在藻体恢复过程中定期进行叶绿素荧光参数的测定,每个处理设置 5 个重复。

1.4 荧光参数的测定

羊栖菜不同组织的叶绿素荧光参数用脉冲调制荧光仪(WATER-PAM,德国产)进行测定。向干出状态下不同脱水程度的叶状体、雌生殖托和雄生殖托连续照射 8 个光强梯度的光化光(66—1000 μmol m^{-2} s^{-1},光源为荧光灯),照射时间间隔为 10 s,得到快速光曲线(Rapid Light Curve, RLC),通过计算可得出光系统 II 的有效光化学量子产量(Photosystem II effective quantum yield, Y(II))、最大相对电子传递速率(Maximum relative electron transport rate, $rETR_{max}$)、光能利用效率(Light use efficiencies, α)和耐受光强(Tolerance of high irradiance, I_k)。计算公式分别为:

$Y(II) = (F'_m - F_t) / F'_m$,其中 F'_m 表示在光适应状态下的最大荧光值,F_t 表示稳态荧光产量,Y(II)反映了光合机构在当前光照状态下的实际光能转化效率[29]。

$rETR = I \times Y(II) \times 0.84 \times 0.5$,其中 I 表示光合有效辐射,0.84 表示 I 被光合色素吸收的比例,0.5 表示分配到 PS II 的 I 比例,*r*ETR 反映了经过 PS II 的相对线性电子流速率[30]。

对 RLC 的非线性曲线拟合公式为:$rETR = rETR_{max} \times \tanh(\alpha \times I / rETR_{max})$[31],其中 $rETR_{max}$ 为最大相对电

子传递速率,被认为是对 PS II 实际电子传递速率的实时反应;α 为 RLC 的初始斜率,表示藻体的光能利用效率。

耐受光强 $I_k = rETR_{max} / \alpha$, I_k越高,植物对强光的耐受力越强[30]。

1.5 统计与分析

采用 SPSS 19.0 和 OriginPro 8.5 (Origin Lab Crop., USA)软件进行数据分析,应用 One-way ANOVA 分析不同试验处理间的差异,设置显著水平为 $P<0.05$。

2 结果

2.1 脱水条件

羊栖菜不同部位藻体的 PS II 有效光化学量子产量[Y(II)]与藻体脱水率的关系如图 1 所示。羊栖菜叶状体和雌、雄生殖托的干出脱水率分别不超过 73%和 64%、60%时,其Y(II)都没有明显变化($P>0.05$),且不同部位的藻体Y(II)间没有显著差异($P>0.05$)。但继续干出脱水就导致藻体的Y(II)显著降低($P<0.05$),当叶状体和雌、雄生殖托的脱水率分别达到 84%和 90%、79%时,其Y(II)分别为 0.27±0.12 和 0.02±0.02、0.00±0.01,分别下降了 57%和 97%、99%。

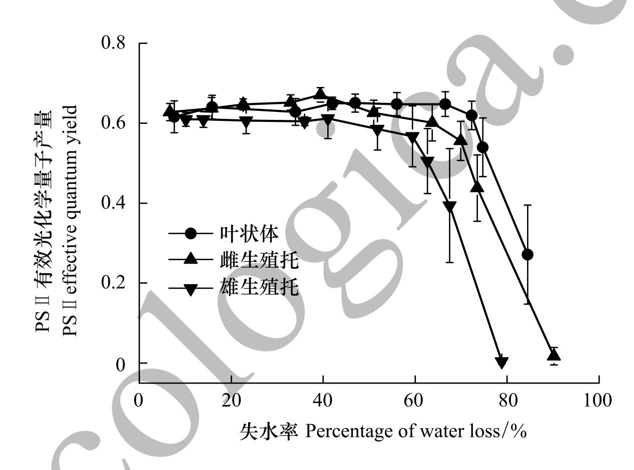


图 1　羊栖菜不同部位藻体的光系统 II (PS II)有效光化学量子产量随失水率的变化($n=5$)

Fig.1　Changes of photosystem II (PS II) effective quantum yield [Y(II)] in different tissues of *Hizikia fusiformis* with increased water loss during emersion ($n=5$)

由图 2 可以看出,羊栖菜藻体的不同部位的相对电子传递速率(rETR)都先随光强的升高而快速上升,当光强高于 600 μmol m^{-2} s^{-1}后基本达到平稳状态(图 2)。由表 1 可以看出,在干出初始(0)时,雌、雄生殖托的 $rETR_{max}$、α 都略高于叶状体的,但未达到统计学上的显著水平($P>0.05$),雌、雄生殖托的耐受光强(I_k)没有差别($P>0.05$),而都显著低于叶状体的 I_k($P<0.05$)。在藻体干出脱水率达 50%时,羊栖菜藻体不同部位的 α 保持稳定,而 $rETR_{max}$ 和 I_k都明显下降($P<0.05$);此时藻体不同部位间的 $rETR_{max}$ 和 α 差异不显著,雌、雄生殖托的 I_k也无显著差异,但都明显低于叶状体的 I_k($P<0.05$)。当藻体继续干出至严重脱水(75%)时,与干出初始状态相比,叶状体和雌、雄生殖托的 $rETR_{max}$ 分别降低了 33%,67%和 78%($P<0.05$),α 分别降低了 16%、42%和 59%($P<0.05$),不同部位的参数间差异明显($P<0.05$),叶状体的最高,雌生殖托次之,雄生殖托最低。

表 1　羊栖菜不同部位藻体分别在失水 0、50%、75%条件下的快速光响应曲线参数($n=5$)

Table 1　Parameters of the rapid light curve in different tissues of emersed *Hizikia fusiformis* at 0, 50%, and 75% water loss ($n=5$)

羊栖菜藻体 Tissues of *H. fusiformis*	失水率 Water loss/%	最大相对电子传递速率 Maximum relative electron transport rate/ (μmol electrons m^{-2} s^{-1})	光能利用效率 Light use efficiencies	耐受光强 Tolerance of high irradiance/ (μmol m^{-2} s^{-1})
叶状体 Fronds	0	122.21±4.98 a *	0.19±0.02 a	691.25±43.35 a
	50	109.43±9.55 b	0.19±0.01 a	580.98±50.70 b
	75	81.90±7.26 c	0.16±0.01 b	514.96±45.66 c
雌生殖托	0	129.63±5.37 a	0.24±0.02 a	533.22±39.50 bc
Female receptacles	50	107.95±6.80 b	0.21±0.01 a	511.09±32.17 c
	75	43.13±7.30 d	0.14±0.01 b	315.04±53.33 d
雄生殖托	0	129.49±5.68 a	0.22±0.01 a	593.66±40.29 b
Male receptacles	50	98.65±9.08 b	0.21±0.02 a	470.07±43.29 c
	75	27.85±4.30 e	0.09±0.01 c	301.35±46.53 d

* 显著性水平为 0.05,用不同字母表示

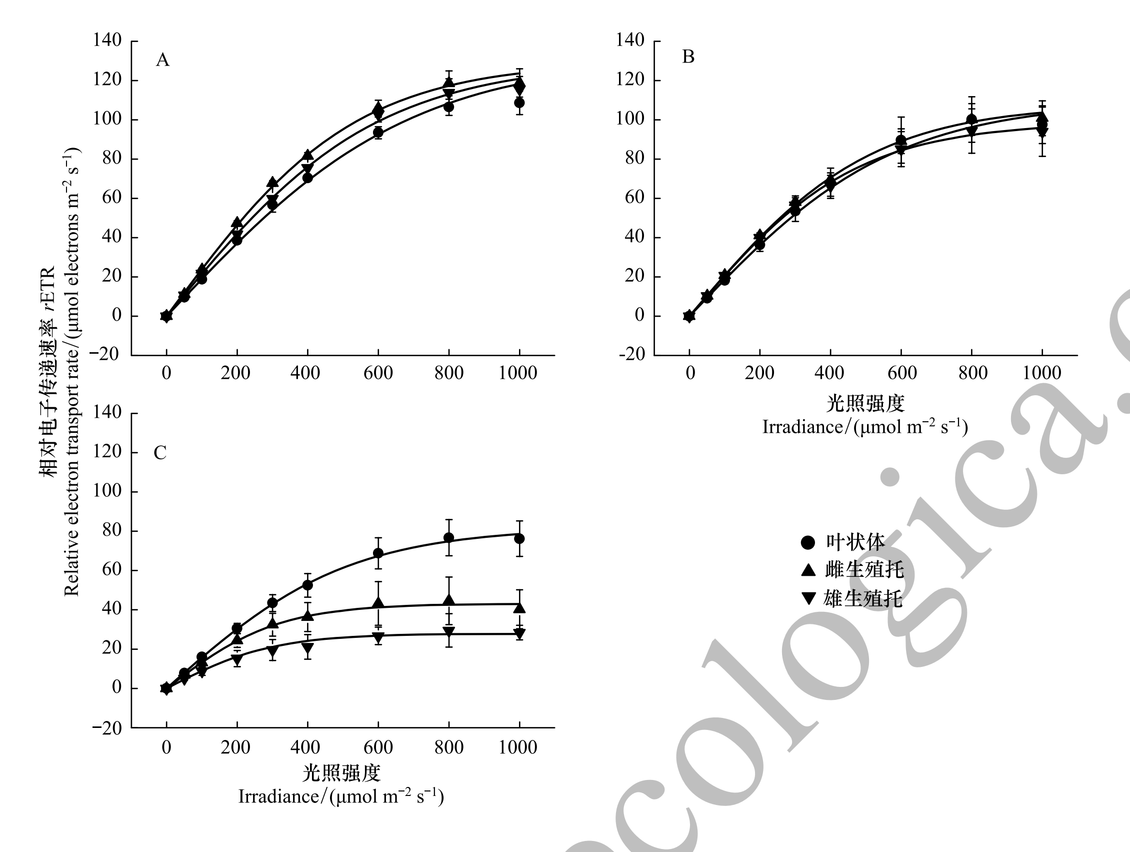


图 2 羊栖菜不同部位藻体分别在失水 0(A)、50%(B)、75%(C)条件下相对电子传递速率的快速光响应曲线($n=5$)

Fig.2 The rapid light curve of relative electron transport rate (*r*ETR) in different tissues of emersed *Hizikia fusiformis* at 0 (A), 50% (B), and 75% (C) water loss ($n=5$)

2.2 复水条件

由图 3 可知,当羊栖菜藻体失水 50%时,其不同部位的Y(II)都能维持较高水平,与脱水初始状态(0)时没有显著差异($P>0.05$),叶状体的Y(II)略高于雌、雄生殖托的Y(II),但未达到显著水平($P>0.05$)。在沉水恢复 2 h 内,叶状体的Y(II)没有明显变化,而雌、雄生殖托的Y(II)快速(0.5 h)升高到干出初始时的Y(II)水平。

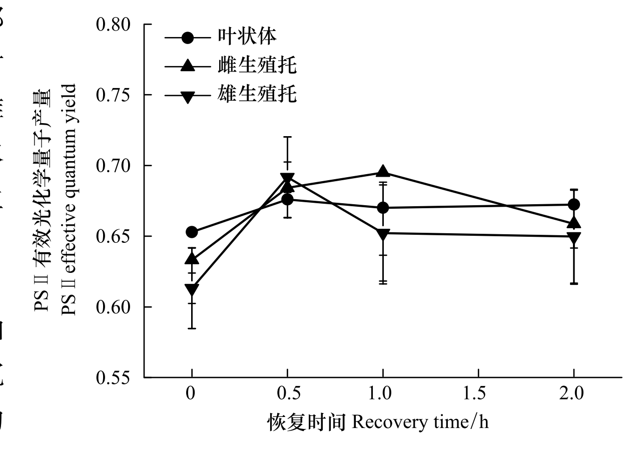


图 3 羊栖菜不同部分藻体在失水 50%后的沉水恢复过程中光系统 II(PS II)有效光化学量子产量的变化($n=5$)

Fig.3 The recovery of photosystem II (PS II) effective quantum yield [Y(II)] in different tissues of *Hizikia fusiformis* at 50% water loss ($n=5$)

由图 4 可知,当羊栖菜藻体失水 75%时,叶状体和雌、雄生殖托的Y(II)分别降低 12%、31%和 37%。在沉水恢复过程中,在 0.5 h 时叶状体和雌、雄生殖托的Y(II)都有所升高,在随后的几个小时的恢复过程中,叶状体的Y(II)有小幅度下降而后保持稳定,维持在 0.56±0.04。雌、雄生殖托在 0.5—8 h 的恢复过程中表现出持续下降的趋势,18 h 后下降到 0.3;雌生殖托在沉水恢复开始阶段Y(II)已经低于 0.4,而复水 18 h 时降低到 0.15。这表明羊栖菜叶状体的Y(II)能恢复到初始水平,脱水耐受能力强;而生殖托的Y(II)无法恢复初始水平,其耐受脱水能力较差。

3 讨论

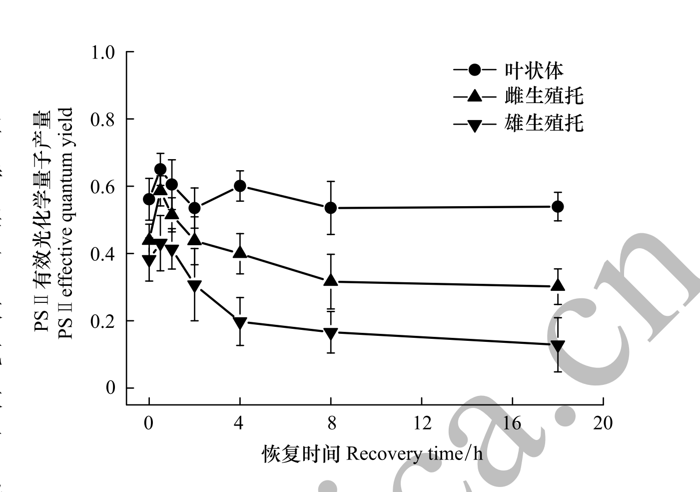


图 4　羊栖菜不同部位藻体在失水 75%后的沉水恢复过程中光系统 II (PS II) 有效光化学量子产量的变化($n=5$)

Fig.4　The recovery of photosystem II (PS II) effective quantum yield [Y(II)] in different tissues of *Hizikia fusiformis* at 75% water loss ($n=5$)

在限制光合生物生长的众多因子中,水分是最重要的因子[9]。生长于低潮带的海藻羊栖菜在低潮时,特别是在大潮低潮时,将暴露在空气中长达 4 h。由于海藻不具有陆生高等植物的气孔或蜡质角质层那样的可减小水分损失的解剖结构,因此,羊栖菜在低潮干出状态下,将发生干燥失水作用,即水分从藻体表面水膜或细胞内散化至大气中[32]。本文结果表明,羊栖菜叶状体 PS II 的Y(II)在干出脱水率为 0—73%范围内没有显著差异,这与高潮带海藻条斑紫菜(*Porphyra yezoensis*)类似,其的Y(II)下降的脱水率的界限值达到 60%[15]。而羊栖菜干出至半脱水(50%)状态下,最大相对电子传递速率($rETR_{max}$)和耐受光强(I_k)都显著降低,而Y(II)和光合效率(α)与干出初始状态没有明显差异,这可能是羊栖菜藻体通过增加了光能耗散和降低光合电子传递速率,保护 PS II 反应中心[8, 33]。对羊栖菜叶状体光合放氧对干出脱水响应的研究结果也证实了这一点,受现有大气 CO_2 水平的限制,叶状体光合放氧速率随着干出脱水率的增加而降低[23],脱水率为 50%时其光饱和光合速率下降 72%,光合固碳所需的同化力显著降低,藻体通过降低色素含量和使 PS II 反应中心部分可逆失活来维持光能吸收和光能利用的平衡[34-36]。石莼对干出的响应也类似,干出胁迫导致石莼激活的 PS II 反应中心的数量下降,藻体对光的利用能力下降,表现为耐受光强下降[19]。另一方面,Beer 和 Rahnberg 发现适量失水能够减小藻体表面水层厚度,降低 CO_2 溶解阻力,从而增加海藻的光合效率[37],也有助于维持海藻的Y(II)和 α 的稳定。

当继续脱水至失水 75%时,藻体Y(II)、$rETR_{max}$、α 和 I_k 都明显下降,表明其 PSII 反应中心受到显著胁迫作用。在随后的复水恢复过程中,藻体的Y(II)未能升高甚至持续降低,可能是严重脱水致使细胞内产生并累计了大量活性氧(ROS)自由基[34, 38],ROS 损伤了 PS II 反应中心的 D1 蛋白和叶绿素,致使电子传递受阻,而在恢复过程中需重新合成 D1 蛋白和色素使得Y(II)难以在短期内恢复[39-40]。甚至,有些海藻在较强胁迫下光合色素分解,并可能发生质膜融合,光合结构被破坏[41],即使复水也无法恢复其光合能力。因此,羊栖菜叶状体耐受脱水能力上限为 73%。相关研究表明,潮间带海藻脱水耐受能力与其垂直生态位相关,潮间带上部区域的海藻耐脱水能力更强[14],如潮间带边缘海藻 *Fucus serratuss* 耐受 60%的脱水率,掌状海带(*Laminaria digitata*)可以耐受 55%的脱水率[20],而潮间带上部的海藻条斑紫菜(*Porphyra yezoensis*)、沟鹿角菜(*Pelvetia canaliculata*)和 *Fucus spiralis* 的可耐受高达 90%的脱水率[15, 42-43]。这种脱水耐受能力与光合作用相关酶周围的分子环境有关,包括无机盐浓度、多糖组成、CO_2浓度等,该分子环境的重要性是降低质膜破裂的风险,同时促进细胞内必需水分的滞留,从而维持海藻一定的光合作用能力[36, 44]。而本研究结果表明羊栖菜的脱水耐受能力甚至强于一般潮间带海藻,这可能是由于同种海藻在不同环境下适应后所反映出干出脱水耐受能力也有差异[34]。

对羊栖菜雌、雄生殖托干出过程中脱水耐受性的研究表明,其叶绿素荧光动力学参数对脱水率增加的响应表现出与叶状体相似的变化趋势。在生殖托干出脱水率为 0—60%范围内,其Y(II)没有显著变化,生殖托干出至半脱水(50%)时,其而 $rETR_{max}$、α 以及 I_k 显著降低,说明此时羊栖菜生殖托的 PS II 受到干出的胁迫作用,但并未受到损伤,藻体可以通过一系列的保护机制来维持 PS II 反应中心活性。这与 *P. yezoensis* 的雄性细胞对失水的耐受能力接近,脱水 50%时的条斑紫菜雄性细胞光合活性不受影响[15]。也与羊栖菜叶状体的

并无显著差异。但是脱水率继续上升,雌、雄生殖托的Y(II)明显降低,严重失水至75%时,雌、雄生殖托的 $rETR_{max}$、α 和 I_k 都急剧下降,复水后Y(II)不能恢复甚至持续降低,且雄生殖托的Y(II)、$rETR_{max}$、α 和 I_k 都显著低于雌生殖托,表明此时雌、雄生殖托的PS II都受到了不可逆的损伤。因此,羊栖菜生殖托也具有较强的脱水耐受能力,其Y(II)下降的脱水率界限约为50%,显著低于叶状体。这可能是由生殖托和叶状体的生理结构的差异导致的,生殖托的含水量低于叶状体的含水量,因此失去相同比例的水分对生殖托的光合活性的影响较大[27]。另一方面,虽然羊栖菜生殖托的光饱和光合速率比叶状体高[45],但是一般大型海藻如 *Sargassum integerrium*[35] 和 *Porphyra yezoensis*[15] 的营养器官具有比生殖器官或幼孢子体更强的抗逆能力,也是导致羊栖菜生殖托比叶状体对干旱胁迫的响应更加敏感的原因之一。在相同干出脱水程度下,雌生殖托的Y(II)一直显著高于雄生殖托的Y(II)。且在脱水率为50%和75%时下,雌生殖托的 $rETR_{max}$,α 和 I_k 均显著高于雄生殖托的对应值,随后的沉水恢复过程中,虽然雌、雄生殖托的Y(II)都由于严重脱水的不可逆损伤而无法恢复到干出初始水平,但是雌生殖托的Y(II)依然高于雄生殖托的。这与 Dring 等[20]对褐藻的研究结果一致,干出脱水对雄生殖托的损伤较雌生殖托的大。所有这些结果表明,在干出脱水过程中,雌生殖托的光合活性高于雄生殖托,且持续大幅度脱水(*WL*>60%)时,雌生殖托耐脱水能力强于雄生殖托。因此,严重干出脱水对雄生殖托的影响更大。

虽然在自然生境中低潮时,羊栖菜在空气中暴露1—4 h,持续飞溅的水和泡沫一定程度上会降低海藻的干出脱水程度,藻体失水率最高仅达50%[23]。羊栖菜叶状体和生殖托的PS II反应中心通过降低PS II电子传递效率、可逆失活增强光耗散来维持较高的Y(II),充分抵御失水的胁迫,被认为时一种内损耗的被动适应方式[33, 45]。这种应对干出的策略无法兼顾光合速率,同时容易受到其他环境因子如光照强度、温度和营养盐供应等影响[33-35]。从这个意义上讲,尽管羊栖菜PS II反应中心脱水耐受能力较高,但其应对脱水胁迫的策略对光合能力和生长不利,因此,羊栖菜在栽培过程中要减少干出时间,延长沉水生长时间,促进其快速光合作用和生长。

综上所述,羊栖菜藻体有很高的干出脱水耐受能力,叶状体要高于生殖托,雄生殖托要高于雌生殖托。大幅度脱水不会损伤羊栖菜叶状体的PS II反应中心,叶状体PS II活性对脱水胁迫的耐受能力甚至超过一般潮间带海藻,接近高潮位的海藻。而半脱水也不影响羊栖菜生殖托的PS II活性,大幅度脱水会严重降低生殖托的PS II活性,且该损伤不可逆。因此,在羊栖菜的有性生殖阶段,严重的干出脱水是影响羊栖菜有性繁殖成功的一个重要因素。

参考文献(References):

[1] Longhurst A, Sathyendranath S, Platt T, Caverhill C. An estimate of global primary production in the ocean from satellite radiometer data. Journal of Plankton Research, 1995, 17(6): 1245-1271.

[2] 权伟, 应苗苗, 康华靖, 许曹鲁, 周庆澔, 梁文杰, 林振士, 蔡景波. 中国近海海藻养殖及碳汇强度估算. 水产学报, 2014, 38(4): 510-515.

[3] 宋金明. 中国近海生态系统碳循环与生物固碳. 中国水产科学, 2011, 18(3): 703-711.

[4] 严立文, 黄海军, 陈纪涛, 杨曦光. 我国近海藻类养殖的碳汇强度估算. 海洋科学进展, 2011, 29(4): 537-545.

[5] Xu J T, Gao K S. Future CO_2-induced ocean acidification mediates the physiological performance of a green tide alga. Plant Physiology, 2012, 160(4): 1762-1769.

[6] Gao K S, Mckinley K R. Use of macroalgae for marine biomass production and CO_2 remediation: a review. Journal of Applied Phycology, 1994, 6(1): 45-60.

[7] 邹定辉, 高坤山. 大型海藻类光合无机碳利用研究进展. 海洋通报, 2001, 20(5): 83-90.

[8] Davison I R, Pearson G A. Stress tolerance in intertidal seaweeds. Journal of Phycology, 1996, 32(2): 197-211.

[9] Yokoya N S, Necchi Jr O, Martins A P, Gonzalez S F, Plastino E M. Growth responses and photosynthetic characteristics of wild and phycoerythrin-deficient strains of *Hypnea musciformis* (Rhodophyta). Journal of Applied Phycology, 2007, 19(3): 197-205.

[10] 邹定辉, 高坤山. 低潮干出状态下潮间带海藻的某些光合生理特性. 植物生理学通讯, 2003, 39(5): 525-530.

[11] 郭赣林, 董双林. 干出对潮间带不同垂直位置海藻的生长及光合作用速率的影响. 海洋湖沼通报, 2008, (4): 78-84.

[12] Oates B R. Photosynthesis and amelioration of desiccation in the intertidal saccate alga *Colpomenia peregrina*. Marine Biology, 1985, 89(2):

109-119.

[13] Ji Y, Tanaka J. Effect of desiccation on the photosynthesis of seaweeds from the intertidal zone in Honshu, Japan. Phycological Research, 2002, 50(2): 145-153.

[14] Dromgoole F I. Desiccation resistance of intertidal and subtidal algae. Botanica Marina, 1980, 23(3): 149-159.

[15] 周伟. 条斑紫菜叶状体不同区域光合作用比较分析及相关蛋白质组学研究[D]. 青岛: 中国科学院研究生院(海洋研究所), 2013.

[16] Gao K S, Aruga Y. Preliminary studies on the photosynthesis and respiration of *Porphyra yezoensis* under emersed conditions. Journal of the Tokyo University of Fisheries, 1987, 47(1): 51-65.

[17] Peña E J, Zingmark R, Nietch C. Comparative photosynthesis of two species of intertidal epiphytic macroalgae on mangrove roots during submersion and emersion. Journal of Phycology, 1999, 35(6): 1206-1214.

[18] Hodgson L M. Photosynthesis of the red algal *Gastroclonium coulteri* (Rhodophyta) in response to changes in temperature, light intensity, and desiccation. Journal of Phycology, 1981, 17(1): 37-42.

[19] 夏建荣, 邹定辉. 利用 OJIP 叶绿素 a 荧光评估干出对石莼(*Ulva lactuca*)光系统Ⅱ的影响. 海洋通报, 2007, 26(4): 50-55.

[20] Dring M J, Brown F A. Photosynthesis of intertidal brown algae during and after periods of emersion: a renewed search for physiological causes of zonation. Marine Ecology Progress, 1982, 8: 301-308

[21] Brown M T. Effects of desiccation on photosynthesis of intertidal algae from a southern New Zealand shore. Botanica Marina, 1987, 30(2): 121-127.

[22] 初少华. 鼠尾藻萌发孢子体生长与生存对潮间带环境胁迫的响应[D]. 烟台: 烟台大学, 2012.

[23] 邹定辉, 阮祚禧, 陈伟洲. 干出状态下羊栖菜的光合作用特性. 海洋通报, 2004, 23(5): 33-39.

[24] 高山. 潮间带大型海藻光合作用对失水胁迫的响应[D]. 青岛: 中国科学院海洋研究所, 2014.

[25] Schreiber U. Pulse-amplitude-modulation (PAM) fluorometry and saturation pulse method: an overview//Papageorgiou G C, Govindjee, eds. Chlorophyll a Fluorescence: a signature of photosynthesis. Dordrecht, the Netherlands: Springer, 2004: 279-319.

[26] 张展, 刘建国, 刘吉东. 羊栖菜的研究述评. 海洋水产研究, 2002, 23(3): 67-74.

[27] 张鑫. 羊栖菜有性繁殖与光合作用研究[D]. 汕头: 汕头大学, 2007.

[28] 张立宁. 羊栖菜孢子体繁育及幼苗北方海区渡夏培育的研究[D]. 宁波: 宁波大学, 2013.

[29] Genty B, Briantais J M, Baker N R. The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-General Subjects, 1989, 990(1): 87-92.

[30] Ralph P J, Larkum A W D, Kühl M. Temporal patterns in effective quantum yield of individual zooxanthellae expelled during bleaching. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 2005, 316(1): 17-28.

[31] Jassby A D, Platt T. Mathematical formulation of the relationship between photosynthesis and light for phytoplankton. Limnology and Oceanography, 1976, 21(4): 540-547.

[32] Kawamitsu Y, Driscoll T, Boyer J S. Photosynthesis during desiccation in an intertidal alga and a land plant. Plant and Cell Physiology, 2000, 41(3): 344-353.

[33] 夏建荣, 田其然, 高坤山. 经济海藻红毛菜原位光合作用日变化. 生态学报, 2010, 30(6): 1524-1531.

[34] Kumar M, Gupta V, Trivedi N, Kumari P, Bijo A J, Reddy C R K, Jha B. Desiccation induced oxidative stress and its biochemical responses in intertidal red alga *Gracilaria corticata* (Gracilariales, Rhodophyta). Environmental and Experimental Botany, 2011, 72(2): 194-201.

[35] 刘洪亮. 海萝分布、早期阶段发育及响应干露胁迫的光合生理研究[D]. 烟台: 烟台大学, 2014.

[36] 欧泽奎, 刘东超, 麦铭雄, 何宇轩, 杨鹏. 黑暗条件下连续性干出对全缘马尾藻幼孢子体生长和生化成分的影响. 广东海洋大学学报, 2016, 36(1): 44-50.

[37] Beer S, Rehnberg J. The acquisition of inorganic carbon by the seagrass *Zostera marina*. Aquatic Botany, 1997, 56(3/4): 277-283.

[38] 吴倩倩, 佟少明, 侯和胜. 干出胁迫对孔石莼生长及生理影响. 海洋渔业, 2011, 33(4): 472-475.

[39] Long S P, Humphries S, Falkowski P G. Photoinhibition of Photosynthesis in Nature. Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology, 1994, 45: 633-662.

[40] Flores-Molina M R, Thomas D, Lovazzano C, Núñez A, Zapata J, Kumar M, Correa J A, Contreras-Porcia L. Desiccation stress in intertidal seaweeds: Effects on morphology, antioxidant responses and photosynthetic performance. Aquatic Botany, 2014, 113: 90-99.

[41] Cleland R E, Melis A, Neale P J. Mechanism of photoinhibition: photochemical reaction center inactivation in system II of chloroplasts. Photosynthesis Research, 1986, 9(1/2): 79-88.

[42] Lin A P, Wang G C, Yang F, Pan G H. Photosynthetic parameters of sexually different parts of *Porphyra katadai* var. *hemiphylla* (Bangiales, Rhodophyta) during dehydration and re-hydration. Planta, 2009, 229(4): 803-810.

[43] Blouin N A, Brodie J A, Grossman A C, Xu P, Brawley S H. *Porphyra*: a marine crop shaped by stress. Trends in Plant Science, 2011, 16(1): 29-37.

[44] Yu Y Q, Zhang Q S, Tang Y Z, Li X M, Liu H L, Li L X. Diurnal changes of photosynthetic quantum yield in the intertidal macroalga *Sargassum thunbergii* under simulated tidal emersion conditions. Journal of Sea Research, 2013, 80: 50-57.

[45] Zou D H, Gao K S. Photosynthetic characteristics of the economic brown seaweed *Hizikia fusiforme* (Sargassaceae, Phaeophyta), with special reference to its "leaf" and receptacle. Journal of Applied Phycology, 2005, 17(3): 255-259.